ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 38, 4, 2004

УДК 576.895.775 : 579.842.23

ЭПИЗООТОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ БЛОХ В ГОРНО-АЛТАЙСКОМ ПРИРОДНОМ ОЧАГЕ ЧУМЫ (ОБЗОР)

© Т. И. Иннокентьева, В. М. Корзун, И. К. Машковский, Е. П. Михайлов, Е. В. Чипанин, Л. А. Фомина, Т. В. Сотникова, А. В. Денисов

Проанализированы и обобщены многолетние материалы по изучению различных аспектов жизнедеятельности блох и их эпизоотологической роли в Горно-Алтайском (Сайлюгемском) природном очаге чумы. Приведены данные по естественной зараженности блох *Yersinia pestis altaica*. Рассмотрены экологические особенности и характер взаимоотношений с возбудителем чумы отдельных видов блох, паразитирующих на основном носителе — монгольской пищухе (*Ochotona pallasi*). Показано, что таксоценоз блох обеспечивает непрерывную круглогодичную циркуляцию чумного микроба в Горно-Алтайском природном очаге. На разных фазах годового эпизоотического цикла доминирующее значение в определении этого процесса приобретают совокупности эктопаразитов, относящиеся к отдельным структурным элементам таксоценоза блох.

Изучению различных аспектов жизнедеятельности блох и их эпизоотологической роли в Горно-Алтайском (Сайлюгемском) природном очаге чумы посвящено много публикаций. В них рассматриваются вопросы фаунистики, биологии, экологии, взаимоотношений с возбудителем чумы. Однако они не дают цельного представления об эпизоотологической роли таксоценоза блох и месте его отдельных компонентов в определении закономерностей функционирования природного очага чумы в Горном Алтае. Чтобы восполнить этот пробел, нами предпринята попытка проанализировать и обобщить имеющиеся к настоящему периоду обширные материалы по этой проблеме, тем более что полученные за последние годы данные позволили уточнить ряд моментов.

Горно-Алтайский природный очаг чумы при относительно небольшой территории характеризуется сложной биоценотической структурой и не имеет аналогов на территории бывшего СССР (Бондаренко и др., 1975). Основным носителем чумного микроба в очаге является монгольская пищуха (*Ochotona pallasi*) (Бондаренко, Иннокентьева, 1978). Поэтому основной акцент при рассмотрении эпизоотологической роли блох был сделан на виды, паразитирующие на монгольской пищухе. В той или иной степени в эпизоотии вовлекаются мелкие млекопитающие других видов: даурская пищуха (*O. dahurica*), длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus*), плоскочерепная полевка (*Alticola strelzovi*), алтайский сурок (*Marmota baibacina*).

Фауна блох, паразитирующих на мелких млекопитающих в Горно-Алтайском природном очаге чумы, богата и разнообразна. Всего зарегистриро-

Табли

Экологические особенности массовых видов блох

Table 1. Ecological peculiarities of mass flea species

Показатели	Ви			
	Amphl. runatus	*C. hirticrus*	*F. hetera*	
Основной хозяин	Монгольская, даурская пищухи	Монгольская, даурская пищухи	Монгольская пищуха	
Сроки паразитирования	Конец марта—ноябрь	Конец марта—ноябрь	Конец марта—ноябрь	
Средний и. д., %	36.7	28.0	10.2	
Средний и. п. к гнезду за год, %	68.5	69.0	96.4	
Средний п. и. за год	1.5	0.5	0.5	
Сроки яйцекладки	Май—август	Май—август	Май—октябрь	
Пики годового обилия (о. з.)	Июнь (43.0), октябрь (9.0)	Май (7.5), октябрь (38.2)	Апрель (41.5), октябрь (24.6)	
Время жизни имаго, сут	100—130	100—130	100—120	
Продолжительность преимагинального развития (сут) при яйцекладке в разное время года	Май: 120—150; июнь—август: до 300	Май: 120—150; июнь—август: до 300	Май: 120—150; июнь—июль: до 300	
Сроки смены генераций	Июль	Июль	Июль—август	
Фаза переживания зимы	Куколка	Куколка	Куколка	
Способность имаго переживать зимний период	Способны	Способны	Способны	

Примечание. и. д. — индекс доминирования, и. п. — индекс приуроченности, о. з. — общий запас ствуют.

вано 54 вида и подвида этих эктопаразитов (Голубинский, Жовтый, Лемешева, 1987; Машковский, 1987). Из них на монгольской пищухе обнаружены блохи 37 видов и подвидов. Массовыми паразитами являются следующие 6 видов: *Amphalius runatus*, *Ctenophyllus hirticrus*, *Frontopsylla hetera*, *Paradoxopsyllus scorodumovi*, *Rhadinopsylla dahurica*, *Amphipsylla primaris primaris*. Их доля от общего количества блох, собранных на монгольской пищухе за длительный период времени, составляет 91.2 %.

Проведенные в Горно-Алтайском очаге чумы исследования экологии блох массовых видов позволили выявить основные черты функционирования популяций этих эктопаразитов. Были изучены такие вопросы, как распределение микропопуляций блох в микробиотопе, миграционное поведение, динамика фазового, полового и возрастного состава, сроки размножеца 1

монгольской пищухи в Горно-Алтайском очаге чумы

on *Ochotona pallasi* in Gorno-Altai natural plague focus

ды

P. scorodumovi	*R. dahurica*	*Amphp. primaris*	
		на монгольской пищухе	на плоскочерепной полевке
Нет	Нет	Плоскочерепная полевка	
Июль—ноябрь	Круглогодично	Конец марта—ноябрь	Круглогодично
9.7	3.4	3.2	53.4
83.9	83.9	60.5	92.1
0.8	0.5	0.3	0.4
Июль—октябрь	Август—май	—	Круглогодично
Сентябрь—октябрь (10.8—11.0)	Октябрь (36.5)	Апрель (4.7), сентябрь (8.0)	Февраль (28.7)—апрель (37.5), сентябрь (22.1)
70—80	180—360	—	—
Июль—август: 330—360	Август: 330	—	100—120
Июль	Июль	Июль	Июль
Яйцо, куколка	Яйцо, личинка, куколка, имаго	—	—
Неспособны	Способны	Способны	

(сумма индексов обилия в гнезде, на зверьке, во входе норы), п. и. — половой индекс, «—» — данные отсут-

ния, длительность цикла развития, перезимовка, продолжительность жизни имаго, сезонные изменения численности имаго (Васильев и др., 1978, 1979, 1980; Якуба и др., 1978а, в, 1983; Лазарева и др., 1980; Машковский, Деревщиков, 1980; Машковский, 1987; Жовтый и др., 1992а, б; Жовтый, Машковский, 1994а, б; Машковский, Жовтый, 1994а—в). Некоторые основные характеристики экологических особенностей массовых видов блох сведены в табл. 1. Приведенные данные усреднены за большой промежуток времени (минимум 10 лет наблюдений) и отражают общую тенденцию в проявлении тех или иных показателей.

По мере изучения очага перечень видов-переносчиков, у которых была зарегистрирована естественная зараженность возбудителем чумы, неоднократно расширялся (Машковский, Елистратова, 1984). Полученные к на-

Таблица 2

Распределение выделенных культур чумного микроба по видам блох и месяцам в 1961—2002 гг.

Table 2. Distribution of *Yersinia pestis* isolated cultures among flea species by months in 1961—2002

Виды	Месяц												Всего штаммов
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Paradoxopsyllus scorodumovi Scalon, 1935							6	104	366	143	2		621
Amphalius runatus (Jordan et Rothschild, 1923)				10	45	56	7	14	49	26	2		209
Rhadinopsylla dahurica Jordan et Rothschild, 1923						1		9	50	59	23	1	143
Ctenophyllus hirticrus (Jordan et Rothschild, 1923)					29	15	7	2	34	32	1		120
Amphipsylla primaris primaris (Jordan et Rothschild, 1915)		1		12	10	5	4	9	16	9	2		68
Frontopsylla hetera Wagner, 1933				12	7	8	8	2	14	7	2		60
Paradoxopsyllus kalabukhovi Labunets, 1961									34	3	3		40
Rhadinopsylla li li Argyropulo, 1941	1		1		2	1	1	7	13	4	1	1	32
Rhadinopsylla li transbaikalica Ioff et Tiflov, 1947			1			1		5	6	7	1		21
Paramonopsyllus scalonae (Vovchinskaya, 1950)					6	3		1	8				18
Paradoxopsyllus dashidorzhii Scalon, 1953									9	5			14
Citellophilus tesquorum altaicus (Ioff, 1936)								9					9
Neopsylla mana (Wagner, 1927)				2				1	1	1			5
Chaetopsylla homoea Rothschild, 1906								1	2	1			4
Oropsylla alaskensis (Baker, 1904)								2		1	1		4
Rhadinopsylla altaica (Wagner, 1901)									5				5
Frontopsylla frontalis baikal Ioff, 1946				1	1	1				1			4
Callopsylla caspia gaiskii (Vovchinskaya, 1950)								1	1	1			3
Oropsylla silantiewi (Wagner, 1898)					2								2
Frontopsylla elata elata (Jordan et Rothschild, 1915)							1	1					2
Ceratophyllus styx avicitelli (Ioff, 1946)									1	1			2
Amphipsylla kuznetzovi Wagner, 1912								1					1

Paraneopsylla ioffi Tiflov, 1937								1					1
Wagneria longicauda Scalon, 1953										1			1
Смешанные посевы блох									26	3			29
Всего	1	1	2	37	102	91	34	170	635	305	38	2	1418

Примечание. Название таксономических единиц приведено по Гончарову и др. (1989).

стоящему времени данные позволили уточнить и дополнить этот список. С 1961 по 2002 г. зарегистрировано 24 вида и подвида блох, инфицированных чумным микробом в естественных условиях (табл. 2). За рассматриваемый период от блох получено 1418 культур чумного микроба, или 82.1 % от их общего количества. Из штаммов, выделенных от этих переносчиков, наибольшее количество (86.1 %) приходится на 6 массовых видов: *P. scorodumovi* — 43.8 %, *Amphl. runatus* — 14.7, *R. dahurica* — 10.1, *C. hirticrus* — 8.5, *Amphp. p. primaris* — 4.8, *F. hetera* — 4.2.

Значение видов в поддержании эпизоотического процесса неравнозначно, что наглядно видно из данных, представленных в табл. 2, и определяется как особенностями их экологии, так и характером взаимоотношений с возбудителем чумы. Для изучения последних были проведены обширные полевые и экспериментальные исследования (Ивженко и др., 1974; Воронова и др., 1977; Якуба и др., 1978а—в, 1983, 1984; Машковский и др., 1985, 1990, 1992а, б; Машковский, 1987; Иннокентьева и др., 1990; Иннокентьева, 1997). Основные результаты этих работ обобщены в табл. 3. В экспериментальных исследованиях использовано около 30 тыс. блох различных видов. Опыты проводили с использованием типичных штаммов возбудителя чумы алтайского подвида (*Yersinia pestis altaica*) с избирательной вирулентностью для лабораторных животных и носителей в очаге.

На основе цитированных выше работ и материалов, представленных в таблицах, далее приведем характеристику блох отдельных видов.

Amphl. runatus — наиболее массовый вид. Средний многолетний индекс доминирования на монгольской пищухе составляет 36.7 %. Паразитирует также на даурской пищухе. В небольшом количестве встречается на других мелких млекопитающих еще 9 видов. Пики годового обилия имаго приходятся на июнь и октябрь. Распределение взрослой части популяции между хозяином и гнездом в течение года закономерно меняется. В мае—июне (период интенсивной яйцекладки) количество взрослых особей в гнезде и на зверьке находится на одинаковом уровне. С июля и до конца года бóльшая часть микропопуляции концентрируется в гнезде хозяина. Из массовых видов *Amphl. runatus* — единственный, у которого в среднем за год количество самцов в популяции преобладает над количеством самок (Машковский, 1987; Жовтый, Машковский, 1994б). Имаго обладают относительно высокой способностью к миграции. Отмечено, что при отсутствии хозяина они активно перемещаются к устью норы в поисках прокормителя (Машковский, Деревщиков, 1980).

Зараженные возбудителем чумы *Amphl. runatus* встречаются в очаге с апреля по ноябрь с двумя подъемами в мае (21.5 %)—июне (26.8 %) и сентябре (23.4 % от общего количества выделенных от этого вида культур), т. е. в пе-

Табли

Характеристика взаимоотношений массовых

Table 3. Characterization of mass flea

Показатели	Ви			
	Amphl. runatus	*C. hirticrus*	*F. hetera*	
Полевые исследования				
Сроки выделения *Y. pestis*	Апрель—ноябрь	Май—ноябрь	Апрель—ноябрь	
Пики выделения *Y. pestis*, %	Июнь (26.8), сентябрь (23.4)	Май (24.2), сентябрь (28.3)	Апрель (20.0), сентябрь (23.3)	
Средняя зараженность на эпизоотических участках	0.20	0.21	—	
Экспериментальные исследования				
Способность к инфицированию, %	20—70	Весной 21.6; осенью 20—100	Весной 30; осенью 60—100	
Способность к передаче возбудителя, %	Единичным м. п.	м. п. —15.0	Единичным м. п.	
Образование блока преджелудка, %	Нет	Единично	0.5—15.3	
Выживаемость зараженных блох в зимний период, %	18.6—77.9	12.0—15.3	12.8—53.7	
Сохранение *Y. pestis* в зимний период (% зараженных блох)	3.0—5.8	0	2.1—7.0	

Примечание. д. с. — длиннохвостый суслик, м. п. — монгольская пищуха, п. п. — плоскочерепная

риод роста и пика численности имаго (табл. 2). В различных сериях опытов, проведенных в теплый период года (использовано 912 особей), не удалось установить способность чумного микроба образовывать блок преджелудка, хотя у отдельных блох в желудке наблюдали «глыбки» (скопления) микроба (Воронова и др., 1977; Якуба и др., 1978б; Иннокентьева, 1997). В этих опытах передача возбудителя отмечена однократно монгольской пищухе при кормлении на ней 42 зараженных паразитов. Экспериментально установлено, что зараженные насекомые успешно переживают зимний период без прокормителя и весной могут передавать возбудителя чумы монгольской пищухе. Причем из блох 10 видов, у которых изучали выживаемость зараженных особей в зимний период, максимальные показатели зарегистрированы у *Amphl. runatus* (Иннокентьева, 1997).

C. hirticrus — специфический паразит монгольской и даурской пищух, на мелких млекопитающих других видов встречается единично. По уровню численности находится на втором месте в очаге. Средний многолетний индекс доминирования составляет 28.0 %. Паразитирует с конца марта по ноябрь. При сезонном изменении обилия имаго наблюдается 2 пика — в мае и в октябре. Весенний подъем численности относительно невелик; осенью же общий запас блох этого вида — наибольший из всех зарегистрированных в очаге видов. На зверьках имаго преобладают в период активной яйцекладки (май—август), что связано, по-видимому, с высокой алиментарной активца 3

видов блох с *Yersinia pestis altaica*

species and *Yersinia pestis altaica* interrelations

	ды			
	P. scorodumovi	*R. dahurica*	*Amphp. primaris*	*Cit. tesquorum*
	Июль—ноябрь	Июнь—декабрь	Февраль—ноябрь	Август
	Сентябрь (58.9)	Октябрь (41.3)	Апрель (17.6), сентябрь (23.5)	Август (100)
	3.92	2.44	0.63	—
	90—100	80—100	80—90	100
	м. п. — 71.4, п. п. — 22.2, д. с. — 50.0	м. п. — 24.5	м. п., п. п.	м. п. — 31.5, д. с. — 4.4
	39.1	Единично	22.0—31.0 — на п. п., 1.3 — на м. п.	Единично — на д. с., 4.4—16.0 — на м. п.
	0	0	8.0—33.4	28.0—30.0
	0	0	0	63.2

полевка.

ностью насекомых в период размножения. Затем основная часть блох (более 90 %) концентрируется в гнезде (Васильев и др., 1980; Жовтый, Машковский, 1994а).

Циклы развития как *C. hirticrus*, так и *Amphl. runatus* тесно связаны с жизнедеятельностью пищухи. Размножение блох этих видов приходится на период репродуктивной активности хозяина. По этой причине, вероятно, не удалось получить размножения блох данных видов в условиях инсектария (Машковский, 1987).

Инфицированные чумным микробом *C. hirticrus* встречаются с мая по ноябрь. Максимум выделяемых культур от этих паразитов приходится на май (24.2 %) и октябрь (26.7 %) (табл. 2). В экспериментах установлено, что возбудитель чумы не вызывает активного блокообразования у *C. hirticrus* (Воронова и др., 1977). Выявлена 1 блоха с блоком преджелудка из 700 особей, исследованных в серии опытов (Иннокентьева и др., 1990). Передача возбудителя монгольским пищухам зарегистрирована осенью как при постоянном содержании на них инфицированных блох, так и при периодических подкормках (3 передачи из 20 подопытных животных). В осеннем опыте у 30 % особей отмечено в желудке и преджелудке интенсивное размножение чумного микроба. Выживаемость зараженных эктопаразитов в зимний период невысокая, при этом у выживших особей чумной микроб не обнаружен (Иннокентьева, 1997).

F. hetera встречается на всех мелких млекопитающих, обитающих на территории очага. Наибольшей численности достигает на монгольской пищухе. Средний многолетний индекс доминирования на этом зверьке составляет 10.2 %. Паразитирует с конца марта по ноябрь. В течение года наблюдается 2 пика численности имаго — в апреле и октябре. Характерной особенностью этого вида является высокая степень приуроченности взрослых особей к гнезду хозяина. На зверьке индекс приуроченности увеличивается в марте, в период весеннего выплода блох (Якуба и др., 1978в; Машковский, Жовтый, 1994а).

Зараженных имаго обнаруживали с апреля по ноябрь. Причем распределение выделенных от *F. hetera* культур по месяцам в теплый период достаточно равномерно с некоторым увеличением в апреле (20.0 %) и сентябре (23.3 %) (табл. 2).

В различных опытах по изучению взаимоотношений чумного микроба и *F. hetera* использовано более 2.5 тыс. блох (Якуба и др., 1978в; Иннокентьева и др., 1990). В одном из них установлена способность чумного микроба образовывать блок преджелудка с частотой 15.3 %. В другом опыте зарегистрирован единственный блок преджелудка (0.5 %). Передачу возбудителя как в летнем, так и в осеннем опытах отмечали единичным монгольским пищухам при постоянном содержании (в первом случае) и периодических подкормках на них неблокированных переносчиков (во втором случае). В осенний период у блох на 12—30 сут после инфицирования наблюдали интенсивное размножение микроба в желудке и преджелудке. Зараженные насекомые в искусственной норе успешно переживали зимний период и в апреле передавали возбудителя чумы монгольской пищухе (Иннокентьева, 1997). В полевом эксперименте показано, что с осени до весны в прикопанной норе монгольской пищухи *F. hetera* оставались зараженными 228 сут (срок наблюдения) (Ивженко и др., 1974).

Рассмотренные выше 3 вида (*Amphl. runatus*, *C. hirticrus* и *F. hetera*) обладают целым рядом сходных черт. Это касается как их экологических особенностей, так и взаимоотношений с возбудителем чумы. Они наиболее массовые виды в очаге. Более 70 % от собранных блох приходится на эти виды. Годовой жизненный цикл перечисленных видов очень сходен. Первые молодые имаго появляются в конце марта. В апреле взрослая часть популяции представлена исключительно молодыми особями. Наибольшее количество яйцекладущих самок отмечено в мае—июне. В июле популяции стареют, и основная часть насекомых к августу отмирает. В этот же период начинают появляться первые имаго нового поколения. В августе—сентябре вновь преобладают молодые особи. Из яиц, отложенных в мае, имаго выплаживаются в августе—сентябре. Из яиц, откладываемых в июне—июле, развиваются личинки, которые окукливаются в октябре. Преимущественно в фазе куколки блохи переживают холодный период года. В зимний период активные единичные имаго встречаются на зверьках и в гнездах, в нежилых норах обнаруживаются в состоянии холодового оцепенения. Продолжительность жизни имаго и время развития преимагинальных фаз у этих видов одинаковы. Сроки их паразитирования находятся в одних и тех же пределах. В динамике сезонного обилия имаго имеется 2 четко выраженных пика — весенний и осенний (Якуба и др., 1978в; Васильев и др., 1980; Машковский, 1987; Жовтый, Машковский, 1994а, 1994б; Машковский, Жовтый, 1994а).

P. scorodumovi паразитирует на зверьках 12 видов в летне-осенний сезон. Наибольшее количество обнаруживается на монгольской пищухе. Средний многолетний индекс доминирования на этом хозяине составляет 9.7 %. Первые имаго выплаживаются в июле, а к концу октября большинство их отмирает. В отдельные годы единичные особи появляются в июне и встречаются по ноябрь—декабрь. Пик численности приходится на сентябрь—октябрь. Средняя продолжительность жизни имаго — самая короткая среди блох массовых видов (70—80 сут). Взрослые особи не способны переживать зиму. Холодный период года блоха переживает на фазах яйца и куколки (Якуба и др., 1978а; Васильев и др., 1979; Машковский, Жовтый, 1994б). *P. scorodumovi* в отличие от других паразитирующих на монгольской пищухе массовых видов обладает высокой алиментарной активностью. Характерной особенностью данного вида является то, что имаго в больших количествах встречается во входах нор. Средний индекс обилия во входах нор достигает 1.2 (Машковский, 1987).

Взаимоотношения чумного микроба с *P. scorodumovi* значительно отличаются от таковых с блохами других массовых видов. Естественная зараженность этого переносчика существенно выше таковой всех остальных видов в очаге. Относительное количество штаммов чумного микроба, выделенных от него, составило 43.8 %. Зараженные чумным микробом блохи обнаруживаются с июля по ноябрь с наибольшим количеством в сентябре (58.9 % выделенных от этих паразитов культур) (табл. 2).

В опытах по изучению взаимодействия возбудителя чумы с *P. scorodumovi* использовано 2097 особей. Исходная зараженность равнялась 90 %. Частота блокообразования составила 39.1 %. Чумной микроб образует блоки преджелудка у блох, начиная с третьих суток; наибольшая интенсивность процесса наблюдается на 6—9 сут. К 30 дню от начала опыта абсолютное большинство блох погибает. Блокированные переносчики с высокой частотой способны передавать возбудитель как основному, так и дополнительным носителям (Якуба и др., 1978а).

R. dahurica паразитирует на всех мелких млекопитающих, обитающих на территории очага. Наиболее многочислен на монгольской пищухе. Средний многолетний индекс доминирования на этом хозяине составляет 3.4 %. Вид характеризуется осенне-зимним паразитированием. Первые имаго нового поколения появляются в конце июля. Увеличение количества яйцекладущих самок начинается в августе, их максимум наблюдается в декабре (85.9 %), в последующие месяцы, вплоть до июля, их число плавно снижается. У имаго этого вида четко выражен один осенний подъем численности (октябрь). Зимний период *R. dahurica* переживает на всех стадиях метаморфоза. Личинок обнаруживали в жилых гнездах монгольской пищухи в течение всего года (Якуба и др., 1983; Машковский, Жовтый, 1994в).

По количеству изолированных штаммов чумного микроба *R. dahurica* находится на третьем месте среди блох монгольской пищухи. Зараженных имаго обнаруживали с июня по декабрь. Максимальное количество культур выделено в сентябре (35.0 %) и октябре (41.3) (табл. 2). В экспериментах исходная зараженность *R. dahurica* составила 80—100 %. Характерной особенностью является бурное размножение чумного микроба в пищеварительном тракте переносчика, начиная с первых подкормок. Это приводит к гибели паразитов в ранние сроки из-за выраженного патогенного действия возбудителя. Типичный блок преджелудка выявлен у одной блохи. При подкормках инфицированных насекомых на монгольской пищухе передача отмечена 2 зверькам из 11. При постоянном содержании от 6 до 30 зараженных блох на зверьках 9 из 34 погибли от острой септической чумы. Эти лабораторные исследования выявили, что *R. dahurica* эффективно осуществляет передачу чумного микроба основному носителю в 24.4 % случаев (Якуба и др., 1983). В опытах по изучению сохранения возбудителя в зимний период обнаружено, что все инфицированные переносчики к весне погибают (Иннокентьева, 1997).

Amphp. p. primaris. Основным хозяином в Горном Алтае является плоскочерепная полевка. На других зверьках этот переносчик регистрируется в зависимости от степени их экологических контактов с плоскочерепной полевкой. Наиболее тесный контакт с последней имеет монгольская пищуха. В связи с сезонным подъемом численности популяции этого зверька осенью возникает недостаток нор, что вынуждает монгольскую пищуху вытеснять плоскочерепную полевку и занимать ее убежища. В течение зимне-весеннего периода в первую очередь в пессимальных скальных биотопах погибает 60—70 % пищух (Деревщиков, 1975). Освободившиеся жилища весной вновь заселяются плоскочерепной полевкой (Ешелкин, 1978). Такая смена хозяев нор создает благоприятные условия для обмена эктопаразитами. На определенных участках для *Amphp. p. primaris* монгольская пищуха стала вторым хозяином (Лазарева и др., 1980). Экологические взаимоотношения между зверьками и определяют во многом эпизоотологическое значение блох указанного вида.

Amphp. p. primaris распространен по всему очагу, особенно многочислен в восточной части. Средний многолетний индекс доминирования на плоскочерепной полевке составляет 53.4 %. Наибольшая численность наблюдается в феврале—апреле и в сентябре. На монгольской пищухе средний многолетний индекс доминирования равен 3.2 %. Обилие имаго, как и на основном хозяине, имеет 2 пика — в апреле и сентябре. В холодный период года возрастает привязанность блохи к зверьку, в теплое время бо́льшая часть имаго концентрируется в гнезде (Жовтый и др., 1992а).

Инфицированные возбудителем чумы блохи этого вида обнаруживаются с марта по ноябрь. Наибольшее количество выделенных культур приходится на сентябрь (23.5 %) (табл. 2). Из числа культур, выделенных от блохи этого вида, около половины получены от насекомых, собранных с монгольской пищухи, из ее гнезд и входов нор.

В лабораторных исследованиях по изучению взаимоотношений возбудителя чумы и *Amphp. p. primaris* исходная зараженность блох составила 80—90 % (использовано 1358 особей). При кормлении на плоскочерепной полевке происходит быстрое размножение чумного микроба и образование блока преджелудка. Наиболее активное блокообразование отмечено на 6—15 сут. Единичных блокированных переносчиков регистрировали в более поздние сроки (до 107 сут). Блок преджелудка зафиксирован в различных опытах у 22—31 % особей (Машковский и др., 1992б). При питании на монгольской пищухе в одном из опытов блок зарегистрирован у 2 особей (1.3 %), а в другом — не выявлен (Якуба и др., 1984). Блокированные *Amphp. p. primaris* осуществляли передачу чумного микроба монгольской пищухе, плоскочерепной полевке, белой и домовой мышам. Зараженные блохи успешно выживали в зимний период в искусственной норе (до 33 % особей, взятых в опыт). Однако возбудитель чумы у перезимовавших паразитов не обнаружен (Иннокентьева, 1997). Экспериментальные исследования показывают, что векторная способность *Amphp. p. primaris* в наибольшей степени реализуется при питании на основном хозяине — плоскочерепной полевке.

Кроме массовых, остановимся на рассмотрении других видов с низким обилием в очаге, но которые могут играть определенную роль в поддержании эпизоотического процесса.

C. tesquorum altaicus — специфический паразит длиннохвостого суслика, средний многолетний индекс доминирования на котором достигает 95.0 %. На монгольской пищухе встречается в небольших количествах. В качестве постоянных и временных убежищ суслик нередко использует норы монгольской пищухи, что особенно проявляется в период расселения молодняка (Ешелкин, Пуртов, 1976). Это обусловливает переход эктопаразита на монгольскую пищуху. Вид распространен по всей территории очага. Наибольшая численность на длиннохвостом суслике и монгольской пищухе наблюдается в июле (Жовтый и др., 1992б).

От *C. tesquorum altaicus* выделено 9 штаммов чумного микроба (0.63 % от всего числа, полученного от блох). Причем все они изолированы в августе (табл. 2).

Лабораторные эксперименты по изучению взаимоотношений возбудителя с *C. tesquorum altaicus* были проведены на монгольской пищухе и длиннохвостом суслике (использовано 2837 блох) (Машковский и др., 1985, 1992а). Исходная зараженность насекомых составляла 100 %. Было выполнено 3 разновременных опыта при подкормке эктопаразитов на суслике. Лишь в летнем опыте обнаружена только 1 блоха с блоком преджелудка. Зарегистрирована передача возбудителя 2 из 45 зверьков. В весенне-летнем сезоне при подкормках инфицированных переносчиков на монгольской пищухе из 500 особей у 4.4 % зафиксирован блок преджелудка. Передача возбудителя установлена 6 из 19 пищух. В эксперименте по изучению сохранения возбудителя в блохах в зимний период без прокормителя до 30 % инфицированных паразитов выжили до весны (Иннокентьева, 1997). Большинство из них сохранили возбудителя чумы (самый высокий показатель из всех изученных видов). При кормлении на монгольской пищухе у 16 % блох зафиксирован блок преджелудка.

Результаты этих исследований примечательны. Питание инфицированных блох на специфическом хозяине — длиннохвостом суслике — не вызывает блокообразования, тогда как на несвойственном хозяине — монгольской пищухе — регистрируется блок преджелудка. Экспериментальные исследования, проведенные в Тувинском природном очаге, показали, что частота блокообразования у *C. tesquorum altaicus* при подкормках на длиннохвостом суслике достигает 5.8 % (Воронова, 1984). Вероятно, главной причиной того, что в Горно-Алтайском природном очаге чумы *Y. pestis altaica* не может инициировать блокообразование у *Cit. tesquorum altaicus* на длиннохвостом суслике, является выраженная резистентность этого зверька к местному возбудителю, которая особенно проявляется в осенний, зимний и ранневесенний периоды (Иннокентьева, 1997).

P. kalabukhovi и *P. dashidorzhii* встречаются в западной части очага. Жизненный цикл и экологические особенности данных видов сходны с *P. scorodumovi*. От этих насекомых выделено соответственно 2.8 и 1.0 % от числа культур, изолированных в очаге от блох. Выявлено, что *P. dashidorzhii* способен заражаться чумным микробом (100 % особей), образовывать блок преджелудка (18.6—20.4) и осуществлять передачу возбудителя монгольской пищухе (50) (Машковский и др., 1990).

R. li представлена в очаге 2 подвидами: *R. li li* и *R. li transbaikalica*. На их долю приходится 3.7 % культур возбудителя чумы, выделенных от блох. Примечательно, что 4 из 6 штаммов, изолированных в очаге от блох в зимний период, получено от этого вида (табл. 2). В экспериментах установлено, что зараженные *R. li transbaikalica* переживают зиму и могут сохранять чумной микроб до весны (Иннокентьева, 1997).

Приведенные материалы позволяют представить следующую схему механизма, обеспечивающего трансмиссию возбудителя чумы блохами в Горно-Алтайском природном очаге.

Эпизоотические проявления в очаге начинаются в апреле. В этот период возрастает активность перезимовавших переносчиков и носителей чумы. Происходит массовый выплод блох. В эпизоотический процесс вовлечены *F. hetera*, *Amphp. p. primaris*, весенняя численность которых достигает максимальных значений, и *Amphl. runatus*. Затем в мае, при дальнейшей активизации эпизоотического процесса в трансмиссии возбудителя чумы принимает участие и *C. hirticrus*, чей пик весенней численности приходится на этот месяц. В июне эпизоотия обеспечивается всеми перечисленными видами, но главным образом *Amphl. runatus*, на долю которого приходится 61.5 % выделенных в этом месяце культур возбудителя от блох. В это время численность самого массового переносчика в очаге достигает максимальных значений.

Весенняя активизация эпизоотического процесса связана с жизнедеятельностью 4 видов блох, 3 из которых (*Amphl. runatus*, *C. hirticrus*, *F. hetera*) характеризуются рядом сходных черт. У них отсутствует способность к блокообразованию или наблюдается крайне слабая ее реализация. В классических представлениях высокая частота образования блока преджелудка считается основным фактором, обеспечивающим передачу чумного микроба (Бибикова, Классовский, 1974). В то же время у рассматриваемых видов блох отмечена возможность передачи возбудителя инфицированными неблокированными насекомыми. Кроме того, у монгольской пищухи в экспериментах выявлена способность к заражению через слизистую рта при разгрызании и поедании ими инфицированных блох, а также при проникновении возбудителя через поврежденную кожу из раздавленных блох и продуктов их жизнедеятельности (Маевский и др., 1980). Исходя из этого, можно с высокой долей уверенности констатировать, что отсутствие способности (или ее низкая степень) к блокообразованию у *Amphl. runatus*, *C. hirticrus*, *F. hetera* как переносчиков чумы в весенний и раннелетний периоды, компенсируется наличием второстепенных, в том числе нетрансмиссивных способов передачи возбудителя, эффективность которых обеспечивается высокой численностью этих видов.

В середине лета (июль) в очаге происходит снижение эпизоотической активности. Это обусловлено сменой генераций блох и связанным с ней снижением численности имаго.

Осенняя активизация эпизоотического процесса начинается в августе. Она определяется появлением эффективного переносчика — *P. scorodumovi*, и вовлечением его в трансмиссию возбудителя. На этих насекомых в августе приходится 61.2 % из всей совокупности культур, изолированных от блох. Годовой пик эпизоотического процесса наблюдается в сентябре—октябре. Трансмиссия чумного микроба в эти месяцы происходит в бóльшей степени за счет *P. scorodumovi* (соответственно 57.6 и 46.9 % культур); активно участвуют в передаче возбудителя *R. dahurica* и 2 других вида рода *Paradoxopsyllus*, а также остальные массовые виды. Этот период характеризуется осенним пиком численности всех массовых видов. В ноябре происходит отмирание основной имагинальной части таксоценоза блох, сопровождающееся затуханием эпизоотии. От *R. dahurica* — единственного вида, сохраняющего высокую численность на этом отрезке времени, получено 60.5 % культур.

Персистенция чумного микроба в зимний период в Горно-Алтайском очаге может осуществляться за счет ряда механизмов (Иннокентьева, 1997). Приведенные факты свидетельствуют, что среди них определенное место, безусловно, занимает механизм, реализуемый блохами. Из изученных видов способностью имаго переживать зимний период и сохранять при этом возбудителя чумы обладают: *Amphl. runatus*, *F. hetera*, *Cit. tesquorum altaicus*, *R. li.* Причем, у двух первых выявлена способность передавать чумной микроб перезимовавшими блохами монгольской пищухе.

Обширные исследования, проведенные на протяжении сорокалетнего периода по изучению различных аспектов биологии переносчиков, показали, что таксоценоз блох обеспечивает непрерывную круглогодичную циркуляцию чумного микроба в Горно-Алтайском природном очаге. На разных фазах годового эпизоотического цикла доминирующее значение в определении этого процесса приобретают совокупности эктопаразитов, относящиеся к отдельным структурным элементам таксоценоза блох.

Список литературы

Бибикова В. А., Классовский Л. Н. Передача чумы блохами. М.: Медицина, 1974. 188 с.

Бондаренко А. А., Иннокетьева Т. И. Монгольская пищуха — основной носитель чумы в Сайлюгемском природном очаге // Эпидемиол. и профилакт. ООИ в МНР и СССР. Улан-Батор, 1978. С. 108—110.

Бондаренко А. А., Иннокентьева Т. И., Климов В. Т., Деревщиков А. Г., Тарасова В. Е., Ешелкин И. И., Лазарева Л. А., Лазарев Б. В., Пуртов С. М., Елистратова Н. П., Асташин Ю. М., Васильев Г. И. О биоценотической и пространственной структуре Горно-Алтайского (Сайлюгемского) очага чумы // Международ. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск, 1975. Ч. 1. С. 64—67.

Васильев Г. И., Елистратова Н. П., Лазарева Л. А. О связи годовых циклов массовых видов блох монгольской пищухи с течением эпизоотических процессов в Горно-Алтайском природном очаге // Эпидемиол. и профил. особо опасн. инф. в МНР и СССР. Улан-Батор, 1978. С. 145—147.

Васильев Г. И., Елистратова Н. П., Лазарева Л. А. К экологии блохи P. scorodumovi, паразитирующей на монгольской пищухе в Горно-Алтайском очаге чумы // Экология. Свердловск, 1979. № 1. С. 97—99.

Васильев Г. И., Лазарева Л. А., Елистратова Н. П. О годовом цикле C. hirticrus на монгольской пищухе // Пробл. природ. очагов. чумы. Тез. докл. к 4 сов.-монг. конф. Иркутск, 1980. Ч. 1. С. 95—96.

Воронова Г. А. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге чумы: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов, 1984. 14 с.

Воронова Г. А., Феоктистов А. З., Елистратова Н. П. О способности блох Amphalius runatus, Ctenophyllus hirticrus, Frontopsylla hetera заражаться и передавать возбудителя чумы, циркулирующего в Горно-Алтайском природном очаге // Пробл. особо опасн. инф. Саратов, 1977. Вып. 5 (57). С. 48—50.

Голубинский Е. П., Жовтый И. Ф., Лемешева Л. Б. О чуме в Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та, 1987. 243 с.

Гончаров А. И., Ромашева Т. П., Котти Б. И., Баваасан А., Жигмид С. Определитель блох Монгольской Народной Республики. Улан-Батор, 1989. 415 с.

Деревщиков А. Г. Особенности распределения и некоторые причины депрессии численности пищух в Юго-Восточном Алтае // Международ. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме. Тез. докл. к науч. конф. Иркутск, 1975. Ч. 2. С. 45—46.

Ешелкин И. И. Гнездовые взаимоотношения плоскочерепной полевки (Alticola strelzovi) и монгольской пищухи (Ochotona pricei) в Горно-Алтайском чумном очаге // Зоол. журн., 1978. Т. 7, вып. 9. С. 1403—1408.

Ешелкин И. И., Пуртов С. М. Подвижность и контакт между зверьками в Горно-Алтайском природном очаге чумы // Экология. Свердловск, 1976. № 6. С. 87—89.

Жовтый И. Ф., Машковский И. К., Иннокентьева Т. И., Михайлов Е. П. Экологические особенности блох Amphipsylla primaris primaris в Горно-Алтайском очаге чумы // Организация эпиднадзора при чуме и меры ее профилактики. Матер. межгосуд. науч.-практич. конф. Алма-Ата, 1992а. Ч. 3. С. 380—382.

Жовтый И. Ф., Машковский И. К., Иннокентьева Т. И., Михайлов Е. П. Экологические особенности блох Citellophyllus tesquorum altaicus в Горно-Алтайском очаге чумы // Организация эпиднадзора при чуме и меры ее профилактики. Матер. межгосуд. науч.-практич. конф. Алма-Ата, 1992б. Ч. 3. С. 382—383.

Жовтый И. Ф., Машковский И. К. Экологические особенности блохи Ctenophyllus hirticrus (J. et R., 1923) в природном очаге чумы Горного Алтая // Актуал. пробл. особо опасн. и природ.-очагов. инф. болезней. Тез. докл. науч. конф., посвящ. 60-летию Иркутск. противочум. ин-та. Иркутск, 1994а. С. 52—53.

Жовтый И. Ф., Машковский И. К. Экологические особенности блохи Amphalius runatus (J. et R., 1923) в природном очаге чумы Горного Алтая // Актуал. пробл. особо опасн. и природ.-очагов. инф. болезней. Тез. докл. науч. конф., посвящ. 60-летию Иркутск. противочум. ин-та. Иркутск, 1994б. С. 53—54.

Ивженко Н. И., Климов В. Т., Бондаренко А. А., Елистратова Н. П., Лазарев Б. В., Феоктистов А. З. Сохранение возбудителя чумы в зимующих блохах в Горно-Алтайском природном очаге // Докл. Иркутск. противочум. ин-та. Чита, 1974. С. 208—209.

Иннокентьева Т. И. Особенности экологии Yersinia pestis altaica: Дис. в виде науч. докл. ... д-ра мед. наук. Саратов, 1997. 59 с.

Иннокентьева Т. И., Машковский И. К., Михайлов Е. П., Якуба В. Н. Взаимоотношения чумного микроба алтайского и улэгейского подвидов в монгольской пищухе и ее блохах Ctenophyllus hirticrus и Frontopsylla hetera из Сайлюгемского очага // Матер. регион. совещ. противочум. учрежд. по эпидемиол., эпизоотол. и профилакт. особо опасн. инф. Куйбышев, 1990. С. 84—86.

Лазарева Л. А., Машковский И. К., Елистратова Н. П., Климов В. Т. Эпизоотологическое значение экологических связей блохи Amphipsylla primaris primaris с различными видами животных в Сайлюгемском (Горно-Алтайском) природном очаге чумы // Пробл. природ. очагов. чумы. Тез. докл. к 4 сов.-монг. конф. Иркутск, 1980. Ч. 1. С. 92—94.

Маевский М. П., Асташин Ю. М., Калиновский А. И., Иннокентьева Т. И., Машковский И. К., Якуба В. Н., Соркин Ю. И., Климов В. Т. Чувствительность монгольской пищухи к возбудителю чумы алтайского подвида при различных методах инфицирования // Пробл. природ. очагов. чумы. Тез. докл. к 4 сов.-монг. конф. Иркутск, 1980. Ч. 2. С. 78—81.

Машковский И. К. Очерк популяционной экологии блох монгольской пищухи в Горно-Алтайском природном очаге чумы в связи с их эпизоотологическим значением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1987. 26 с.

Машковский И. К., Деревщиков А. Г. Осеннее наблюдение за поведением блох во входах нор монгольской пищухи на участках энзоотии чумы // Пробл. изуч. механизмов энзоотии чумы. Тез. докл. Всесоюз. конф. Саратов, 1980. С. 143—145.

Машковский И. К., Елистратова Н. П. Естественная зараженность блох возбудителем чумы в Сайлюгемском природном очаге // Современ. аспекты профилакт. зооноз. инф. Тез. докл. к Всесоюз. науч. конф. специалистов противочум. учрежд. Иркутск, 1984. Ч. 1. С. 89—91.

Машковский И. К., Жовтый И. Ф. Экологические особенности блохи Frontopsylla hetera Wagn., 1933 в природном очаге чумы Горного Алтая // Актуал. пробл. особо опасн. и природ.-очагов. инф. болезней. Тез. докл. науч. конф., посвящ. 60-летию Иркутск. противочум. ин-та. Иркутск, 1994а. С. 107—108.

Машковский И. К., Жовтый И. Ф. Экологические особенности блохи Paradoxopsyllus scorodumovi Scalon, 1935 в природном очаге чумы Горного Алтая // Актуал. пробл. особо опасн. и природ.-очагов. инф. болезней. Тез. докл. науч. конф., посвящ. 60-летию Иркутск. противочум. ин-та. Иркутск, 1994б. С. 108—109.

Машковский И. К., Жовтый И. Ф. Экологические особенности блохи Rhadinopsylla dahurica dahurica (J. et R., 1923) в природном очаге чумы Горного Алтая // Актуал. пробл. особо опасн. и природ.-очагов. инф. болезней. Тез. докл. науч. конф., посвящ. 60-летию Иркутск. противочум. ин-та. Иркутск, 1994в. С. 109—110.

Машковский И. К., Жовтый И. Ф., Иннокентьева Т. И., Михайлов Е. П., Асташин Ю. М. Эпизоотологическое значение блох Citellophyllus tesquorum altaicus в Горно-Алтайском природном очаге чумы // Организ. эпиднадзора при чуме и меры ее профилакт. Алма-Ата, 1992а. Ч. 2. С. 242—244.

Машковский И. К., Жовтый И. Ф., Иннокентьева Т. И., Михайлов Е. П., Асташин Ю. М. Эпизоотологическое значение блох Amphipsylla primaris primaris в Горно-Алтайском природном очаге чумы // Организ. эпиднадзора при чуме и меры ее профилакт. Алма-Ата, 1992б. Ч. 2. С. 244—246.

Машковский И. К., Иннокентьева Т. И., Михайлов Е. П., Якуба В. Н. К оценке эпизоотологической роли блохи Paradoxopsyllus dashidorzhii в Горно-Алтайском природном очаге чумы // Матер. регион. совещ. противочум. учрежд. по эпидемиол., эпизоотол. и профилакт. особо опасн. инф. Куйбышев, 1990. С. 129—130.

Машковский И. К., Михайлов Е. П., Маевский М. П., Якуба В. Н., Иннокентьева Т. И. К оценке эпизоотологической роли Citellophyllus tesquorum в Сайлюгемском природном очаге чумы // Актуал. вопр. эпиднадзора в природ. очагах чумы. Тез. докл. Всесоюз. науч.-практич. конф. Ставрополь, 1985. С. 128—130.

Якуба В. Н., Маевский М. П., Елистратова Н. П., Климов В. Т., Иннокентьева Т. И., Бондаренко А. А. Блоха Paradoxopsyllus scorodumovi (Aphaniptera) — эффективный переносчик чумы в Горно-Алтайском природном очаге // Паразитология. 1978а. Т. 12, вып. 3. С. 259—262.

Якуба В. Н., Маевский М. П., Иннокентьева Т. И. Экспериментальное изучение блох массовых видов Горного Алтая как переносчиков чумы // Эпидемиол. и профил. особо опасн. инф. в МНР и СССР. Улан-Батор, 1978б. С. 148—150.

Якуба В. Н., Маевский М. П., Лазарева Л. А., Климов В. Т., Машковский И. К., Иннокентьева Т. И., Бондаренко А. А. Эпизоотологическое значение блох Frontopsylla hetera в Горно-Алтайском природном очаге чумы (Siphonaptera) // Паразитология. 1978в. Т. 12, вып. 1. С. 27—30.

Якуба В. Н., Маевский М. П., Лазарева Л. А., Машковский И. К., Михайлов Е. П. О блокообразовании у Amphipsylla primaris primaris J. et R. при питании на монгольской пищухе // Современ. аспекты профилакт. зооноз. инф. Тез. докл. к Всесоюз. науч. конф. специалистов противочум. учрежд. Иркутск, 1984. Ч. 2. С. 89—91.

Якуба В. Н., Маевский М. П., Машковский И. К., Михайлов Е. П., Асташин Ю. М. Rhadinopsylla dahurica dahurica J. et R. из Сайлюгемского очага как переносчик чумы // Журн. микробиол. эпидемиол. и иммунобиол. 1983. № 12. С. 94—95.

Иркутский научно-исследовательский
противочумный институт Сибири и Дальнего Востока,
Алтайская противочумная станция,
Горно-Алтайск

Поступила 10.03. 2003

EPIZOOTOLOGICAL ROLE OF FLEAS IN THE GORNO-ALTAI NATURAL FOCUS (A REVIEW)

T. I. Innokenteva, V. M. Korzun, I. K. Mashkovsky, E. P. Mikhailov, E. V. Chipanin,
L. A. Fomina, T. V. Sotnikova, A. V. Denisov

Key words: fleas, Gorno-Altayi natural plague focus, *Ochotona pallasi*, *Yersinia pestis altaica*, epizooty.

SUMMARY

Epizootological role of fleas in the Gorno-Altai natural plague focus (Sailugemsk focus) and numerous data on the flea viability are analyzed and generalized. Information concerning the flea natural infectivity with *Yersinia pestis altaica* is repressented. Ecological peculiarities of some flea species parasitizing the main host, Mongolian pika *Ochotona pallasi*, and nature of their interrelations with *Y. pestis* are investigated. It is shown that the flea taxocenosis provides the permanent all year-round circulation of *Y. pestis* in the Gorno-Altai natural focus. Certain combinnations of structural elements of the flea taxocenosis have a dominant significance in determination the circulation process at different phases of the annual epizootic cycle.